N° 18. **H. Nüesch,** Basel. — Segmentierung und Muskelinnervation bei *Telea polyphemus* (Lep.).

(Mit 5 Textabbildungen.)

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Denervation der thorakalen Muskelanlagen in der jungen Puppe der Saturniide *Telea polyphemus* Cr. führt zum Stillstand der Muskelentwicklung (Nüesch 1952, Williams und Schneiderman 1952). Die übrige Entwicklung verläuft völlig normal, sodass einige Wochen nach der Operation Imagines schlüpfen, die im Thorax statt der normalen Muskulatur nur sehr dünne Stränge, die erhalten gebliebenen Muskelanlagen, besitzen. Nach der Untersuchung der Muskelmorphologie (Nüesch 1953) konnte nun an Hand der Resultate verschiedener Operationen der Zusammenhang zwischen Muskulatur und Nervensystem geprüft werden. Im folgenden seien vor allem die Feststellungen über die Segmentverhältnisse besprochen.

Die Denervation der Muskelanlagen der hier besprochenen Tiere wurde im Diapausestadium vorgenommen, das unmittelbar an die Verpuppung anschliesst. Die Puppen wurden unter sterilen Verhältnissen ventral geöffnet; je nach dem Operationstyp wurden entweder ganze Thoraxganglien entfernt, oder nur einzelne, vom Th_2-Ganglion ausgehende Nerven durchtrennt. Der Wundverschluss erfolgte mit einem Plastic-Fenster, das bald von der Hypodermis unterwachsen wird.

Das Resultat der einzelnen Operationsserien ist in den Abbildungen 1—4 leicht schematisiert dargestellt. Links oben sind jeweils im Thorax-Nervensystem der Diapausepuppe die ausgeschalteten Teile durch Schwarzfärbung hervorgehoben. Auch in den Thoraxmuskel-Bildern sind die imaginal fehlenden Teile schwarz dargestellt. Die dünnen pupalen Stränge wurden weggelassen.

In einer 1. Versuchsreihe wurde das 2. Thoraxganglion entfernt, unter Schonung des Verbindungsnerven vom $\text{Konnektiv}_{1\text{-}2}$ zum Vorderflügelnerven (Abb. 1). In der Imago fehlen im 1. Segment der Dorsoventralmuskel dv, im 2. Segment der oberste Strang dl_{1e} des medianen Dorsolongitudinalmuskels, alle dv-Muskeln, die pleuralen (p), pleurodorsalen (pd), pleuroventralen (pv), sternopedalen und coxalen mit wenigen Ausnahmen (pv_8 zwischen Furca_2 und Basalare_3, p_2 und pd_4), ferner im 3. Thoraxsegment der ven-

trale Strang a des dl_1-Muskels, und die dorsolateralen Längsmuskeln dl_2 und dl_3. Die ventralen Längsmuskeln sind normal entwickelt, soweit sich dies wegen der abnormen Ausbildung infolge der Operation sicher entscheiden lässt.

Wesentlich genauer lassen sich die Muskeln den Ganglien zuordnen, wenn durch Durchtrennen einzelner Nerven nur die Anlagen einzelner Muskeln oder Muskelgruppen denerviert wurden.

Wird nur der aus dem 1. Thoraxganglion kommende Teil des Vorderflügelnerven durchschnitten (N_1), so fehlen der Imago die beiden untersten Stränge des dorsalen Längsmuskels dl_1, d.h. die Stränge, die vorn am Phragma und am Präscutum ansetzen, und ausserdem die beiden kleinen dorsolateralen Längsmuskeln dl_2 und dl_3. Alle übrigen Muskeln sind normal entwickelt (Abb. 2).

Wird der segmenteigene Teil des Flügelnerven durchtrennt (N_2; Abb. 3), so fehlt der Imago nur der oberste Strang des dorsalen Längsmuskels (dl_{1e}), ausserdem der dorsoventrale Muskel (dv) des 1. Thoraxsegmentes zwischen $Furca_1$ und Vorderseite des Tergalarmes. Die gesamte übrige Muskulatur ist normal ausgebildet.

Durchschneiden des Nerven N_3, der ins Bein und an die Körperseite zieht, führt zum Ausfall aller dorsoventralen und der meisten pleuralen Muskeln, ferner der sternopedalen und coxalen (Abb. 4). Ausgebildet sind die longitudinalen Muskeln, die beiden pleuralen p_1 und p_2, der eine pleurodorsale pd_4, der übrigens auch bei Entfernen des ganzen Ganglions mehr oder weniger normal entwickelt ist, und der hinterste pleuroventrale pv_8, der von der $Furca_2$ zum Basalare des 3. Segmentes führt.

Auf Grund dieser Feststellungen können die einzelnen Muskeln bestimmten Ganglien als Innervationszentren zugewiesen werden. Entsprechend dem Ergebnis der Totalexstirpation des Nervensystems nehmen wir dabei an, dass die motorische Nervenversorgung für die Muskelentwicklung notwendig ist, dass also Denervation zum Ausfall des entsprechenden Stranges führt. In Abbildung 5 ist die hieraus erschlossene Innervierung der Muskeln schematisch dargestellt. Die Muskeln der drei Segmente sind zur Verdeutlichung etwas gesondert gezeichnet. Die eingezeichneten Nerven stellen diejenigen Stränge dar, die auf Grund der Operationsergebnisse in der Puppenzeit für eine normale Ausbildung der Muskeln unerlässlich sind.

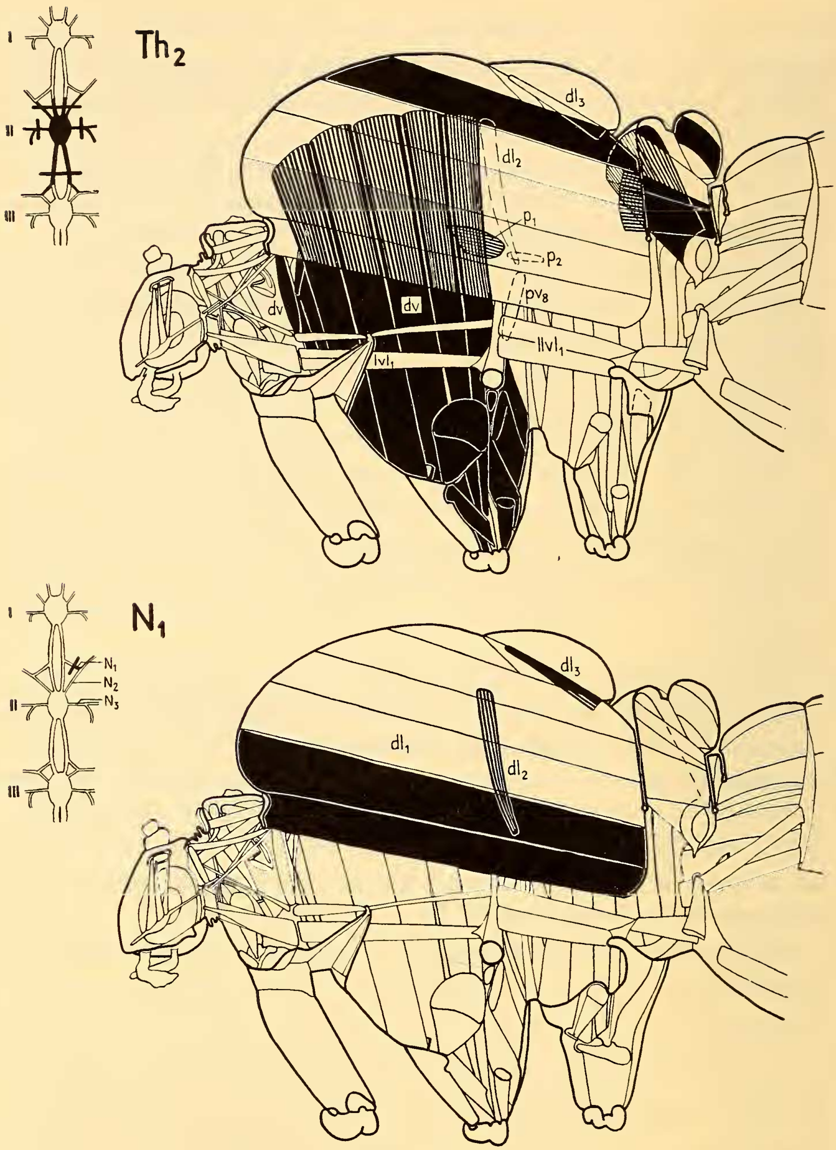
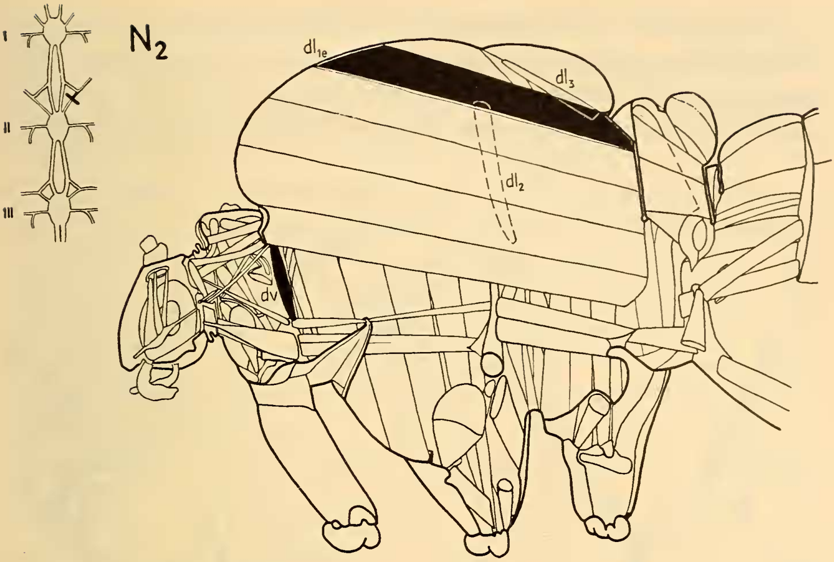


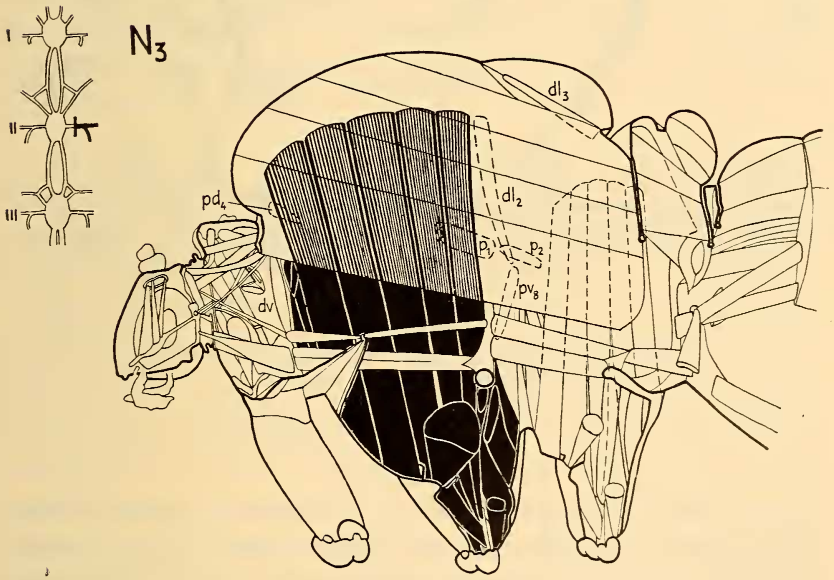
Abb. 1-4.

Telea polyphemus.

Mediananansicht der rechten Seite des Vorderkörpers der Imago. Muskelbezeichnungen im Text. Fehlende Muskeln nach Operation der Puppe schwarz. Vergr. 6,6×.

Links: pupales thorakales Nervensystem mit Angabe der ausgeschalteten Teile (schwarz).





1. Exstirpation des 2. Thoraxganglions.
2. Durchtrennen des Verbindungsnerven N_1 zwischen Konnektiv und Vorderflügelnerv.
3. Durchtrennen des Vorderflügelnerven N_2.
4. Durchtrennen des Nerven N_3 für Bein und Pleura.

Vom grossen Längsmuskel des 2. Thoraxsegmentes fehlt der oberste Strang (dl_{1e}), wenn der Flügelnerv des Th_2-Ganglions ausgeschaltet wird, während die 4 untern Stränge entwickelt sind. Der oberste Strang erhält demnach seine Nervenversorgung ausschliess-

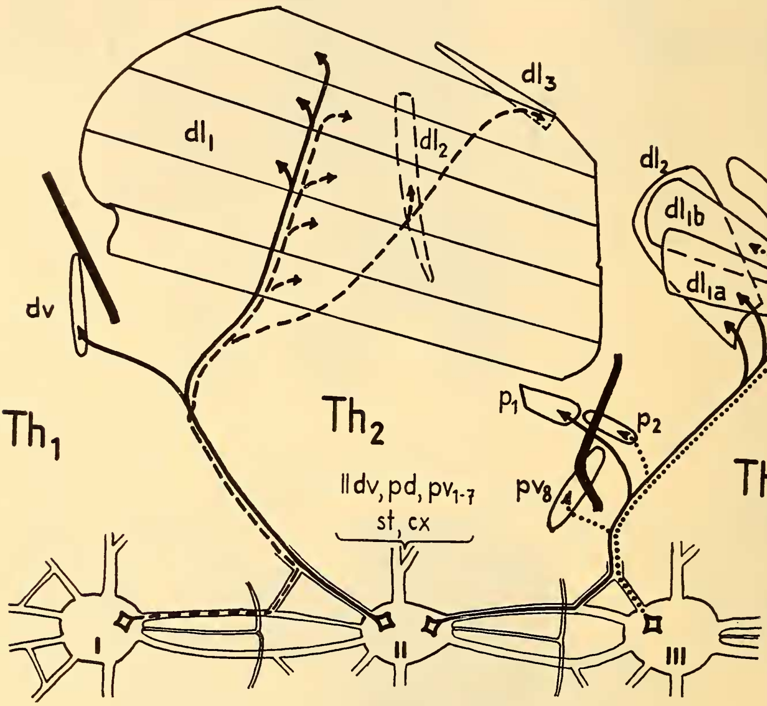


Abb. 5.

Innervation einiger Muskeln der 3 Thoraxsegmente. Schematisch. Vgl. Text.

———— Segmentgrenze.
- - - - - - efferenter Nerv des Th_1-Ganglions.
════ » » » Th_2- »
.... » » » Th_3- »

lich aus dem 2. Ganglion, die untern 4 Stränge auch aus dem 1. Ganglion. Die beiden untersten Muskelstränge bleiben unentwickelt bei Durchschneiden des Verbindungsnerven N_1. Der intakte Nerv N_2 kann die Verbindung zum 1. Ganglion nicht ersetzen. Die mittleren Stränge c und d bleiben bei beiden Operationen erhalten. Sie werden also von beiden Ganglien aus innerviert, wobei allerdings schon die Nervenversorgung aus einem Ganglion allein für die normale Ausbildung genügt.

Die beiden kleinen dorsalen Längsmuskeln dl_2 und dl_3 fallen nur bei Durchschneiden von N_1 aus, werden demnach nur vom Th_1-Ganglion aus innerviert. Der Dorsoventralmuskel dv des 1. Segmentes braucht die Verbindung mit dem Th_2-Ganglion; wird diese (N_2) durchschnitten, so unterbleibt seine Ausbildung.

Die dorsalen Längsmuskeln des 3. Thoraxsegmentes zeigen ähnliche Verhältnisse. Der untere Teil des medianen Muskels (dl_{1a}) erhält seine Nervenfasern vom Ganglion des vorhergehenden Segmentes, fällt also aus bei Entfernung des Th_2-Ganglions. Dies gilt auch für die lateralen Längsmuskeln dl_2 und dl_3. Der obere Teil von dl_1 ist ganz an das Th_3-Ganglion angeschlossen. Eine Doppelinnervierung fehlt bei III dl_1, der Muskel ist ja auch wesentlich kleiner als IIdl_1.

Der pleurale Muskel p_1 fällt bei Entfernung des Th_2-Ganglions aus, nicht aber bei Durchtrennen des Bein-Pleura-Nerven N_3 des 2. Segmentes. Die Nervenfasern ziehen daher über das $Konnektiv_{2\text{-}3}$ und den Verbindungsnerven IIIN_1 in den Hinterflügelnerven und aus diesem zum p_1-Muskel. Die Muskeln pv_8 und p_2 werden ausschliesslich vom 3. Ganglion aus innerviert, trotzdem sie teilweise im 2. Thoraxsegment liegen.

Das Schema der Abb. 5 zeigt zunächst sehr deutlich, dass die Muskeln zumeist nur von einem Ganglion aus über einen bestimmten Nervenzug innerviert werden. Nur ausnahmsweise (IIdl_{1c+d}) steht ein Muskelstrang mit zwei Ganglien in Verbindung.

Besonders auffällig ist aber die Beziehung der Nervenversorgung zur Segmentierung des Thorax. Die Zuordnung der Muskeln zu den einzelnen Segmenten erfolgte in der früheren Arbeit (Nüesch 1953) auf Grund rein morphologischer Kriterien des Adultskelettes, wobei intersegmentale Muskeln (Ivl_1, IIvl_1, IIpv_8, IIp_2) zum vordern Segment gerechnet wurden. Die Beziehung zu den Ganglien zeigt nun wesentlich andere Verhältnisse. Einige Muskeln des 2. Segmentes werden vom 1. Ganglion aus innerviert, solche im 3. Segment aus dem 2. Ganglion. Anderseits innervieren die Ganglien auch Muskeln, die ganz oder teilweise im nächstvordern Segment liegen. Die Innervation ist also nicht strikte an die morphologischen Segmentgrenzen gebunden.

Dies lässt an die Verhältnisse bei den Wirbeltieren denken. Bei diesen erhalten ja alle Muskeln ihre motorische Innervation aus

dem Rückenmarkssegment, resp. derjenigen ventralen Wurzel, die direkt neben dem embryonalen Myotom des betreffenden Muskels liegt. Auch bei sekundären Verlagerungen ziehen die Muskeln ihre Nerven hinter sich her. Das bekannteste Beispiel hiefür ist die Muskulatur des Zwerchfells, die als embryonal in den Rumpf verlagerte Halsmuskulatur auch beim ausgewachsenen Säugetier durch den Nervus phrenicus mit dem 3. und 4. Halssegment in Verbindung steht. Die Segmentverhältnisse werden bei den Wirbeltieren nur dadurch z.T. verwischt, dass die einzelnen Muskeln mit wenigen Ausnahmen (tiefe Rückenmuskeln) sich aus Fasern verschiedener Myotome zusammensetzen und dementsprechend auch aus verschiedenen ventralen Wurzeln innerviert werden.

Vergleichen wir die Feststellungen bei *Telea* mit diesen Verhältnissen bei den Wirbeltieren, so zeigt sich sehr bald, dass noch viel zu wenig Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie bekannt sind, um hier die gleiche Erklärung geben zu können. Für eine eindeutige Beantwortung dieser Frage müsste bekannt sein,

wie die Muskeln den embryonalen Mesodermsegmenten zuzuordnen sind,

wie die Myoblasten ihren Ursprungs- und Ansatzpunkt „finden“, wie also die Richtung des Muskelzuges determiniert wird,

ob im Laufe der Entwicklung sekundäre Verschiebungen dieser Ansatzpunkte auftreten,

wann und wie die Innervation der Muskelanlagen von den Ganglien aus erfolgt.

Wie die Durchsicht der Literatur zeigt, kann keine dieser Fragen beantwortet werden. Das Mesoderm wird wohl früh embryonal segmentiert (Johannsen und Butt 1941), doch ist gänzlich unbekannt, wie die segmentalen Myoblastengruppen sich zu den zahlreichen Muskeln differenzieren, wodurch der Verlauf dieser Muskeln bestimmt wird und wie ihre Innervation erfolgt.

Zu all diesen Unbekannten über die frühen Entwicklungsvorgänge kommt als weitere Schwierigkeit, dass die bei *Telea* festgestellten Nerven-Muskel-Beziehungen in die Metamorphoseprozesse eingespannt sind. Die imaginalen Thoraxmuskeln entstehen erst in der Puppe aus sehr dünnen Anlagen, die teilweise schon bei der Verpuppung in der definitiven Richtung den Thorax-

raum durchziehen. Es ist nicht bekannt, wann diese Anlagen entstehen, ob sie etwa auf bestimmte Muskeln der Raupe zurückgehen, die ja ein sehr reich gegliedertes System von Muskelsträngen besitzt. Lyonet (1760) beschreibt bei *Cossus cossus* im 2. Thoraxsegment der ausgewachsenen Raupe 58 verschiedene Strangpaare, die Imago von *Telea* besitzt deren 40. Vor allem Hufnagel (1918) betont, dass die imaginalen Flugmuskeln längs larvalen Muskeln entstehen. Blaustein (1935) gibt für *Ephestia* an, dass die grossen intersegmentalen Dorsoventralmuskeln im Thorax aus Myoblasten entstehen, die sich „entsprechend dem späteren Verlauf des Muskels" zwischen die Zellen des Fettkörpers legen. Über den Vorgang der Innervation dieser neuen Muskeln ist nichts bekannt.

Es kann deshalb nicht entschieden werden, wie die segmentfremde Innervation der Muskeln zustandekommt, ob durch Verlagerung der Muskelanlagen über Segmentgrenzen hinweg oder durch Innervierung ruhender Muskelanlagen aus segmentfremden Ganglien. Auch manche Schwierigkeiten in der Bestimmung serialer Homologien können erst bei sehr viel genauerer Kenntnis der Ontogenese behoben werden.

Zusammenfassung. Die Denervation der Muskelanlagen junger Puppen führt zum Entwicklungsstillstand dieser Anlagen. Der genaue Vergleich der Experimentalergebnisse mit der Morphologie des Thorax ermöglicht es, einzelne Muskeln für die motorische Innervation bestimmten Ganglien zuzuordnen. Es zeigt sich, dass die Segmentverhältnisse von Muskulatur und Innervierungsgebiet der Ganglien nicht identisch sind. Das Th_2-Ganglion innerviert Muskeln im 1., 2. und 3. Thoraxsegment. Vor allem findet sich Innervation von Muskeln im caudal folgenden Segment.

LITERATUR

Blaustein, W. 1935. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia kühniella* Zeller. Z. Morph. Oekol. Tiere, 30: 333-354.

Hufnagel, A. 1918. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère* (*Hyponomeuta padella* L.) Arch. Zool. expér. gén., 57: 47-202.

Johannsen, O. A. und F. H. Butt, 1941. *Embryology of Insects and Myriapods.* New York u. London, McGraw-Hill Book Co.

LYONET, P. 1760. *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule.* Den Haag. 587 S., 18 Taf.
NÜESCH, H. 1952. *Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus* (Lepid.). Revue Suisse Zool., 59: 294-301.
NÜESCH, H. 1953. *The Morphology of the Thorax of Telea polyphemus (Lepidoptera). I. Skeleton and Muscles.* J. Morph. 93: 589-609.
WILLIAMS, C. M. und H. A. SCHNEIDERMANN. 1952. *The necessity of motor innervation for the development of insect muscles.* Anat. Rec. 113: 560.

N° 19. **F. E. Lehmann,** Bern. — Totale Regenerationshemmung am Schwanze der Xenopuslarve, bewirkt durch partiell histostatische Substanzpaare *

(Mit 3 Textabbildungen und 1 Tabelle.)

Aus der Abteilung für Zoophysiologie des Zoologischen Institutes der Universität Bern.

1. *Zur Kennzeichnung partiell histostatischer Substanzen im Regenerationsversuch.* — Die Suche nach Stoffen, die die Regeneration des Schwanzes der *Xenopus*-Larve selektiv hemmen, ohne die Vitalität der Versuchstiere wesentlich herabzusetzen, hat in den letzten Jahren positive Resultate gebracht. Die Regeneration der amputierten Schwanzspitze kann bei der *Xenopus*-Larve durch verschiedene Stoffe mehr oder weniger weitgehend unterdrückt werden. Schon früher hat unsere Arbeitsgruppe ermittelt, dass Stoffe aus verschiedenen Körperklassen wirksam sind und in verschiedenartige Teilprozesse der Regeneration eingreifen (LEHMANN und BRETSCHER 1952, DETTELBACH 1952). Die Standardsubstanz Colchicin bewirkt in erster Linie eine Zytoklasie mitotischer Zellen (LÜSCHER 1946 b) und eine Hemmung der migratorischen Aktivität (HADORN und CHEN 1953). Ein Chinoxalinderivat, das 1,2-Dihydro-3-methyl- 7-(oder 6)

* Ausgeführt mit Unterstützung der Eidg. Kommission zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung aus Arbeitsbeschaffungsmitteln des Bundes.